Nicht im Buchhandel

Untersuchungen über das Formsehen der Eiritze

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades

genehmigt von der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

PAUL FISHER

aus Allentown, Pa. USA.

Tag der mündlichen Prüfung: 24. Juli 1940

Tag der Promotion: 30. April 1941

D 11

N 8

Referenten: Professor Dr. HERTER

Professor Dr. FEUERBORN

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Berlin

Untersuchungen über das Formsehen der Elritze *(Phoxinus laevis)*

Von

PAUL FISHER

Eingegangen am 16. September 1940

Mit 24 Abbildungen

Inhalt: Einleitung S. 219. — Methodik und Material 220. — Spontanwahlversuche 221. — „Bedingte" Dressur- und Spontanwahl 222. — Formdressuren 223, a) Strukturänderung von Signalen im Sinne einer gegenseitigen Annäherung 223, b) Strukturänderung zusammengesetzter Signale durch Austausch oder Fortlassen einzelner in sich geschlossener Strukturteile 226, c) Auflösende und zusätzliche Strukturänderungen zusammengesetzter Signale 228. — Zusammenfassung 232. — Schrifttum 232. —

Über das optische Differenzierungsvermögen der Fische, insbesondere der Elritze, sind in der letzten Zeit zahlreiche Untersuchungen angestellt worden. Sie befassen sich in der Hauptsache mit dem Lernvermögen und der Unterscheidung optisch wahrnehmbarer Gebilde. Es wurde das Wahrnehmen formverschiedener und formgleicher, zahlmäßig differenzierter Formen untersucht. Diese Arbeiten haben gezeigt, daß optische Formen von der Elritze unterschieden und nach einer bestimmten Anzahl von Dressuren gelernt werden konnten.

So teilte Herter Versuche über Größen, Helligkeits- und Formdressuren, ebenso Dressuren auf Tasteindrücke mit (1929). Später berichtet er über den simultanen Helligkeitskontrast, über das Unterscheidungsvermögen von Körpern und Entfernungen mit Hilfe des beidäugigen Sehens sowie über die geometrisch-optischen Täuschungen (1930), und v. Frisch (1912, 1913) über den Farbsinn der Fische.

Weitere Arbeiten über Farb- und Formdressur sowie Untersuchungen über das optische Unterscheidungsvermögen der Fische liegen von Hager (1938), Horio (1938), Meesters (1940), Schaller (1926) und Zunini (1937) vor.

Da das Problem der Spontanwahl bei gegliederten und ungegliederten Signalen schon des öfteren in anderen Arbeiten angeschnitten wurde (von Buddenbrock, Hager, Herter, Hertz, Zunini), machte ich entsprechende Untersuchungen und versuchte dabei den Einfluß des Spontanverhaltens auf den Verlauf und das Endergebnis einer Dressur festzuhalten.

Die vorliegende Arbeit hat die Aufgabe, die Untersuchungen über Art und Weise des Unterscheidens formverschiedener optischer Formen weiter auszubauen und hauptsächlich die verwendeten Formen daraufhin zu untersuchen, welche Teile der Form für die Unterscheidung ausschlaggebend sind und wie diejenigen Signale differenziert und erkannt werden, die aus mehreren strukturverschiedenen in sich einzeln geschlossenen Formen bestehen. Es sollten auch Vergleichsuntersuchungen mit den gleichen Signalen angestellt werden, die Herter (1939) bei ähnlichen Versuchen mit einem Säugetier (Mauswiesel) verwendete. Es sei mir gestattet, Herrn Professor Dr. K. Herter für

die Anregung zu dieser Arbeit und seine rege Anteilnahme an ihrem Verlauf meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Methodik und Material

Als Versuchstiere dienten ausschließlich Elritzen (*Phoxinus laevis*) aus der Umgebung Münchens, die ich nach dem Transport ungefähr einen Monat lang einzeln in die Dressurbecken, nämlich Vollglasaquarien (30 × 25 × 20 cm) ohne Sand und ohne Pflanzen eingewöhnte. Die Becken waren an allen Seiten durch weißes Papier abgeschirmt und mit einer Glasscheibe bedeckt. Das Wasser wurde nicht durchlüftet oder gefiltert; die Fäkalien entfernte ich alle zwei Tage vorsichtig mit Hilfe eines Schlammhebers. Um einen Pilzbefall der Tiere zu verhüten, fügte ich wöchentlich dem Wasser eine schwache Antidiscrassicumlösung hinzu. Krankheitserscheinungen konnte ich während der ganzen Dauer der Versuche nicht beobachten. Beim Wasserwechsel der Becken, der nur selten stattfand und die Arbeitsergebnisse nicht beeinflußte, wurde das Wasser mit Hilfe eines Glasrohres vorsichtig abgelassen und durch eine kleine Menge Wassers von gleicher Temperatur ersetzt. Die Temperatur des Wassers schwankte zwischen + 18 und 23 ° C.

Die Versuchsbecken standen ungefähr einen Meter von einem großen Fenster entfernt, und zwar so, daß das Licht von der Seite kam. Doch arbeitete ich meist beim Licht einer elektrischen 100-Watt-Lampe, die ungefähr einen Meter über dem Becken hing, und die ich immer eine halbe Stunde vor Beginn der Versuche einschaltete.

Die Dressursignale, die ich an der Herterschen Dressurgabel bot (Herter 1929), bestanden aus quadratischen oder gleichgroßen rechteckigen Papptafeln von 4—6 cm Seitenlänge, auf die die Dressurzeichen mit schwarzer Tusche aufgezeichnet waren. Als positiver Reiz (Futterreiz) diente kurz vorher gewässerter Käse, als negativer (Strafreiz) Paraffin oder Wachs, die in Form und Farbe dem Futterreiz gleich waren. Bei den Versuchen wurden die Tafeln in einem Abstand von 4 cm nebeneinander aufgehängt.

Im allgemeinen machte ich täglich mit jedem Tier zehn Versuche, wenn es sich unlustig zeigte nur fünf. Die Leistung wurde nach dem Prozentsatz dieser Zehnergruppen bewertet. Hatte die Dressur eine ungefähr gleichbleibende Höhe von nicht weniger als 80 % richtiger Lösungen erreicht, so schlossen daran mehrere Proben an, in welchen beide Signale mit Futter versehen waren, so daß sich die Tiere nur noch optisch orientieren konnten. Zwischen den Proben lief die Ausgangsdressur weiter. Ausnahmen von dieser Regel sind aus den Kurven und ihren Erläuterungen ersichtlich.

Der Prozentsatz allein war nicht entscheidend für die Bewertung der Leistung, sondern eder einzelne Versuch wurde als Einzelleistung untersucht. Als Norm dafür dienten die Begriffe w. g. (wählt gut) und w. s. g. (wählt sehr gut) (s. Hager 1938). „W. s. g." bezeichnet eine Leistung, bei der der Fisch aus der Normalstellung nicht sofort nach dem Eintauchen der Signale auf das positive Signal zuschwamm, sondern noch einige Zeit in seiner Ausgangsstellung blieb, also einwandfrei Gelegenheit hatte, beide Signale zu sehen und dann „bewußt" seine Wahl zu treffen. Besonders gut war eine derartige Wahl zu werten, wenn der Fisch in seiner Ausgangsstellung mehr zum negativen als zum positiven Signal gerichtet stand. „W. g." bedeutet eine Wahl, bei der der Fisch in gerader Richtung zum positiven Signal hinschwamm. Die Leistungseinteilung läßt natürlich noch eine große Anzahl anderer Bewertungsmöglichkeiten offen. Schwamm z. B. der Fisch zuerst zum negativen Signal, ohne den dort aufgehängten Futter- bzw. Paraffin- oder Wachsbrocken zu berühren, und suchte dann das positive Signal auf, so wertete ich dieses Verhalten als w. s. g.-Leistung, ebenso wenn er einige Male zwischen den beiden Signalen hin- und herpendelte, ohne die Futter- oder Strafbrocken zu berühren, und dann richtig wählte.

Die Bewertung der Einzelleistung ist um so wichtiger, als jeder Prozentsatz eine mehr oder minder große Zahl von „Zufallswahlen" enthält, die natürlich eine genaue Beurteilung der Leistung sehr erschweren. Ich machte, sofern es das Verhalten der Tiere zuließ, jeden Tag die gleiche Anzahl von Versuchen, da eine längere Unterbrechung des Lernvorganges kurvenmäßig schwer darzustellen ist.

Für jeden Dressur- oder Spontanversuch nahm ich einen neuen Fisch, der vorher noch nichts gelernt hatte, um zu verhindern, daß der Fisch dafür irgendwie assoziationsmäßig „vorbelastet" war. Das war vor allen Dingen für die Lerngeschwindigkeit und die Spontanwahlversuche wichtig.

Für das Ergebnis jeder Wahl ist die Ausgangsstellung sehr wichtig, vor allen Dingen bei Proben mit formgeänderten Signalen oder bei Spontanwahlversuchen. Man muß bei jedem Versuch so lange warten, bis der Fisch von selbst sich in einer günstigen Stellung befindet. Da Elritzen sehr bewegliche Tiere sind und nach jedem Versuch lebhaft im Becken herumschwimmen, bietet das keine sehr große Schwierigkeit. Der Japaner Horio (1938) hat in leider nicht näher beschriebener Methode optischer Dressuren Karpfen dazu gebracht, daß sie bei jedem Versuch von einer ganz bestimmten Ausgangsstellung kamen. So wollte auch ich

die Elritzen daran gewöhnen, nach jedem Versuch in eine kleine Kammer an der der Dressurseite entgegengesetzten Wand des Aquariums zu schwimmen, die durch eine Glasscheibe mit runder Öffnung von 5 cm Durchmesser vom übrigen Aquarium abgetrennt war. Diese Versuche führten zu keinem Erfolg. Die Tiere suchten nur sehr ungern und erst lange Zeit nach jedem Versuch diese Kammer auf; dabei ist es sehr fraglich, ob dieses Aufsuchen kein Zufall war. Auch das Verdunkeln der Kammer zeigte kein besseres Ergebnis. Von einem Hineinjagen des Fisches nach jedem Versuch sah ich ab, weil die Tiere dadurch nur verängstigt wurden und überhaupt nicht mehr arbeiteten. Die Möglichkeit neuer Fehlerquellen war zu groß.

Als Signale dienten Buchstaben in einfacher Blockschrift von 2 mm Strichbreite und 2 cm Höhe, die mit schwarzer Ausziehtusche auf weiße Papptafeln aufgezeichnet waren. Buchstaben sind schon früher als Dressurzeichen verwendet worden, so bei Fischen von Herter (1929), bei Schildkröten von Wojtusiak (1934) und bei Säugetieren von Herter (1939). Buchstaben eignen sich für optische Dressuraufgaben besonders gut, weil sie als Zeichen leicht zu definieren sind und eine große Mannigfaltigkeit an Formen aufweisen. In einigen Versuchsreihen bestand jedes Signal aus mehreren aneinandergereihten Buchstaben.

Spontanwahlversuche

Unter Spontanwahl versteht man die Bevorzugung irgendeiner Form oder überhaupt irgendeines Signales ohne vorhergegangene Dressur. Beobachtungen und Untersuchungen über ein derartiges Verhalten von Tieren sind schon mehrfach vorgenommen worden, so von v. Buddenbrock bei *Eristalis tenax*, von Hager und Herter bei Fischen und von Hertz bei der Biene. Derartige Versuche wurden jetzt mit Buchstaben angestellt, da diese mehr Möglichkeiten zu einer feineren Differenzierung der Formen bieten. Neue Elritzen, die noch keinerlei Dressuren hinter sich hatten, gewöhnte ich an Dressurgabeln, die als Signale nur zwei weiße, gleich beköderte viereckige Papptafeln trugen. Hatte die Elritze gelernt, das Futter von der Dressurgabel zu nehmen, so wurden ihr Tafeln mit den zu untersuchenden Formen vorgehalten. Dann versuchte ich durch genaue Beobachtung der individuellen Leistung festzustellen, welche Tafeln das Tier bevorzugte. Hierzu mußte der Fisch jedesmal in einer neutralen Ausgangsstellung stehen, so daß er beim Eintauchen der Dressurgabeln die beiden Signaltafeln möglichst gleichzeitig und in gleicher Entfernung zu Gesicht bekam. Der Fisch reagiert von Natur aus in der Hauptsache auf Bewegungsreize, er wird also die Tafel bezw. den Futterbrocken wählen, der ihm durch Bewegung zuerst auffällt. Man muß also die Gabel auf der Dressurseite des Aquariums dann eintauchen, wenn der Fisch möglichst weit von ihr entfernt steht, und zwar möglichst in einem Winkel von 90 Grad zu ihr. Erschwerend ist auch der Umstand, daß man nur eine geringe Anzahl von Versuchen machen darf, da sonst als neue Fehlerquelle eine Selbstdressur des Tieres eintreten kann, die nicht immer auf einer Bevorzugung eines Signales beruht, sondern auf der eines Ortes. Auch muß man bei der Beurteilung der Prozentsätze der Ergebnisse vorsichtig sein und mehr der individuellen Leistung Beachtung schenken.

Als erstes Spontanwahlzeichen bot ich O und X, also zwei in ihrer Form sehr verschiedene Signale (Abb. 1). Die Elritze wählte das X, nämlich in je 10 Versuchen 7-, 6-, 8- und 7mal. Sie bevorzugt also das X deutlich. Die 40 Versuche hatten ein für Spontanwahlverhältnisse sehr klares Ergebnis. Die gegliedertere Form wird bevorzugt, ähnlich wie bei der Honigbiene (M. Hertz), umgekehrt wie bei der Eidechse (Ehrenhardt). Einige Male bevorzugte der Fisch allerdings auch das O. Inwieweit eine der oben erwähnten

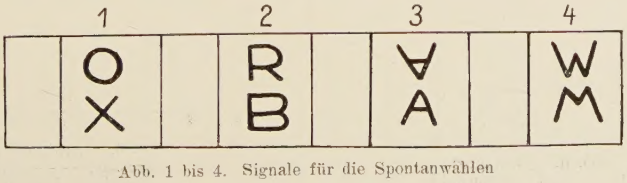

Abb. 1 bis 4. Signale für die Spontanwahlen

Fehlerquellen die Ursache war, muß dahingestellt bleiben. Wenn der Fisch unlustig ist und langsam reagiert, häufen sich auch im Dressurversuch Wahlen des gerade weniger beliebten Zeichens. Man muß daher bei den Spontanwahlversuchen auch darauf achten, daß der Fisch zu der Zeit, wo man die Versuche macht, zum Arbeiten „aufgelegt“ ist.

War das Ergebnis bei der O--X-Wahl ziemlich einwandfrei, so ist der folgende Versuch (Abb. 2) mit den einander recht ähnlichen Zeichen nur schwer zu deuten. Bei den unten besprochenen Dressurversuchen wird mehrfach die Frage aufgeworfen, worin eigentlich die Gliederung eines Buchstabens besteht. Im Vergleich zum geschlossenen O ist das X nach allen vier Seiten offen. Im Zueinander von R und B ist das R nach unten geöffnet. Wie weit die Einkerbung an der rechten Seite, die sowohl das R wie auch das B zeigt, als Öffnung gesehen wird und somit stärker gliedernd wirken mag, bleibt dahingestellt. Wie aus Beobachtungen bei Dressuren hervorgeht, scheint die Lage der Öffnung eine Rolle zu spielen. Liegt sie unten, so scheint sie wenig oder gar keinen Einfluß auf die Entscheidung des Fisches auszuüben. Das R wurde in je 40 Versuchen 6-, 4-, 6- und 5mal gewählt. Um diese Frage genauer zu untersuchen, bot ich dem Fisch ein aufrechtes und ein auf den Kopf stehendes A (Abb. 3). Das Ergebnis bestätigt die Beobachtungen, die immer wieder bei den Dressuren gemacht werden konnten. Das umgedrehte A wurde sehr deutlich bevorzugt. Ein Fisch wählte es in je 40 Versuchen 6-, 8, 6- und 8mal, ein zweiter 7-, 8-, 8- und 8mal. In diesem Falle wurde also die nach oben offene Figur bevorzugt. Im Versuch mit W und M, die beide sowohl oben als auch unten offen sind, wählte die Elritze das W in je 10 Versuchen 6-, 7- und 7mal (Abb. 4). Demnach scheint also der Innenwinkel der Figur eine etwas geschlossenere Form zu verleihen. Das Ergebnis ist also hier dasselbe wie bei dem vorigen Versuch mit den beiden entgegengesetzt gerichteten A-Figuren; die oben geöffnete Figur ist überlegen.

„Bedingte“ Dressur- und Spontanwahl

Es galt festzustellen, ob ein andressiertes Signal die Oberhand über die angeborene Spontantendenz gewinnt oder nicht. Ich bot einer Elritze ein O mit Köder gegenüber einer weißen unbeköderten Tafel (Abb. 5). Nachdem diese einfache positive Dressur 100-prozentig geglückt war (Abb. 6), bot ich in Spontanversuchen ein G neben einem ebensolchen X. Das G ist dem O sehr ähnlich, jedoch etwas stärker gegliedert, etwas offener; die starke spontane Bevorzugung des X vor dem O lernten wir bereits kennen.

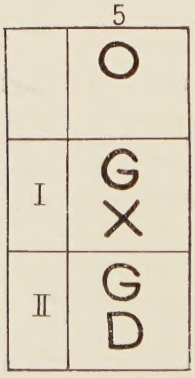

Abb. 5. „Bedingte“ Dressur und Spontanwahl

Wie Abb. 6, I lehrt, bevorzugt der Fisch in Spontanversuchen, zwischen denen auf das O weiter dressiert

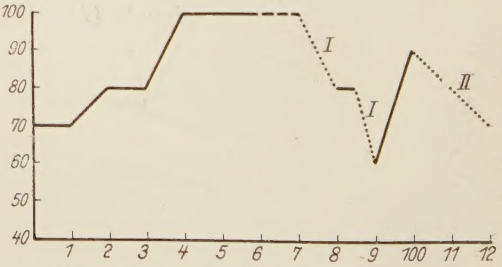

Abb. 6. Lernkurve zu den Versuchen der Abb. 5
——— Dressur, - - - - Proben, ... Proben mit veränderten Signalen. Ebenso in allen folgenden Kurven

wurde, mit 80 und 60 % das G. Die andressierte Tendenz hat also die Spontan-Tendenz besiegt, obwohl das positive Signal der Spontanwahl dem Dressurpositivsignal nicht gleich war und im Sinne der angeborenen Spontantentenz zum offenen Signal das G dem X näherkommt als dem O. Als ich anschließend in weiteren Spontanversuchen das G neben einem D bot, das unstreitig dem O recht ähnlich ist (Abb. 5, II), wählte die Elritze das D mit 80 bzw. 70 %. In den vorliegenden Versuchen war also der erlernte, bedingte Reiz wirksamer als der angeborene.

Formdressuren

a) Strukturänderungen von Signalen im Sinne einer gegenseitigen Annäherung

Als Dressurzeichen dienten 2 Buchstaben, die durch Weglassen von Strukturteilen einander ähnlicher werden. Es war hier zu untersuchen, bis zu welcher Grenze die Elritze die einander angenäherten Signale noch unterscheiden konnte. Zuerst dressierte ich auf U als positives und auf E als negatives Signal (Abb. 7, Dressur). Die Lernkurve (Abb. 8) zeigte einen raschen Anstieg und ein ziemlich langes Anhalten auf der Höhe von 80 % richtigen Entscheidungen. Nach 130 Versuchen konnte die Elritze die Signale einwandfrei unterscheiden. Die erste Veränderung des negativen Signals bestand im Weglassen des obersten Querbalkens (Abb. 7, I). Die Probe ergab eine 80-prozentige Wahl des positiven U. Bei der zweiten Probe, in der auch das Positivsignal verändert war (Abb. 7, II), ist das Unterscheidungsvermögen nicht mehr so sicher feststellbar wie im vorigen Versuch. Wie jedoch aus der Beobachtung der Einzelleistungen hervorgeht, scheint das negative Signal als solches erkannt und vermieden worden zu sein. Beim dritten Versuch fiel aus dem E der untere Balken weg, d. h. aus dem E wurde ein F, dazu aus dem U ein L (Abb. 7, III). Auch hier scheint der Fisch das F als negatives Signal erkannt und vermieden, das in ein L umgewandelte U als positives Merkmal jedoch nicht mehr erkannt zu haben. Das geht aus dem nächsten Versuch (Abb. 7, IV) hervor: Das U wird wieder als L gegeben, während das E durch Weglassen des untersten und mittleren Querbalkens nunmehr als umgekehrtes L erscheint. Da, wie die Kurve zeigt, die Elritze diese Signale nicht mehr unterscheiden kann, so dürfte sie bei der vorigen Probe

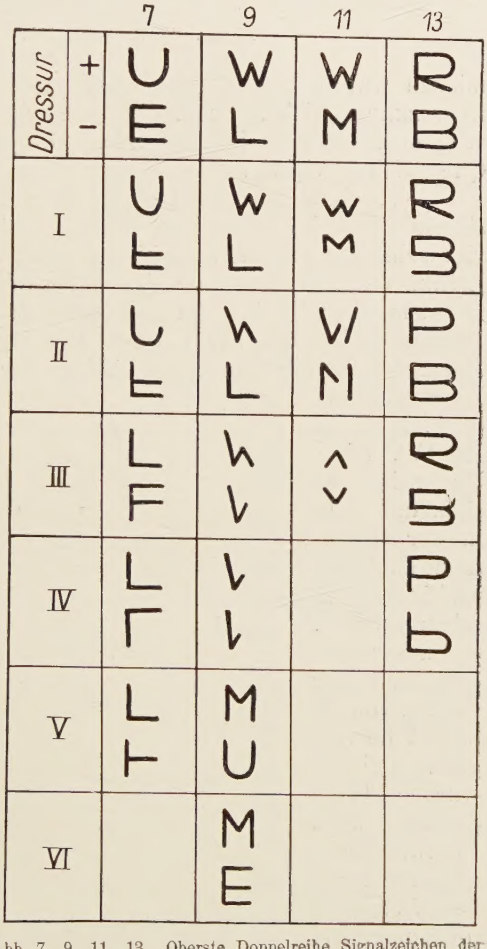

Abb. 7, 9, 11, 13. Oberste Doppelreihe Signalzeichen der Dressur; stets oben das positive, unten das negative. I bis VI veränderte Signalpaare

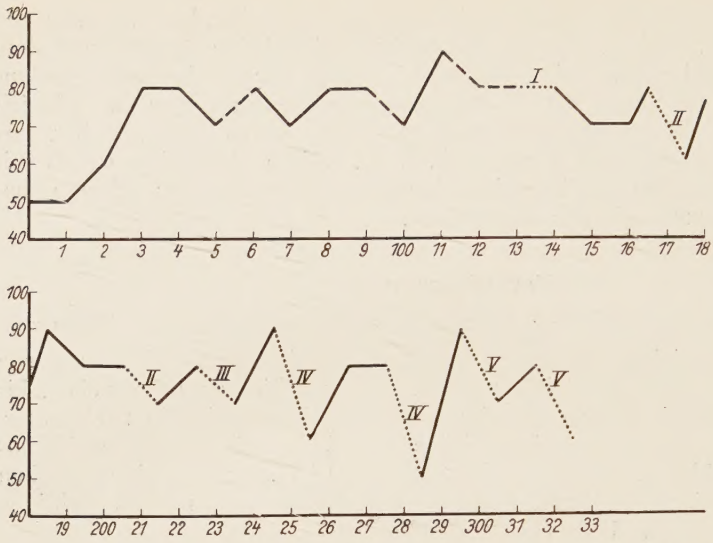

Abb. 8. Lernkurve zu Abb. 7

nur das F als negativ, nicht aber das L als positiv erkannt haben. Bei einer letzten Probe fielen bei dem E der oberste und unterste Querbalken aus, während das U wieder als L auftrat (Abb. 7, V). Die Kurve zeigt hier mit 70 und 60% kein sehr günstiges Ergebnis, es scheint aber doch, daß das negative Signal erkannt und vermieden wurde. Am U scheinen demnach hauptsächlich die beiden seitlichen Begrenzungsstriche, am E die Querstriche für das Erkennen den Ausschlag zu geben. Bei E ist vor allen Dingen das Vorhandensein des mittleren Querstriches wichtig.

Bei einer zweiten Dressur war W positiv, L negativ (Abb. 9 oben), ebenso wie beim Mauswiesel Herters (1939). Die Elritze lernte diese Zeichen viel schneller zu unterscheiden als das Mauswiesel. Merkwürdig ist an der Lernkurve (Abb. 10) nur die außerordentliche Schwankung der Leistung; trotzdem aber ist ihr Anstieg ziemlich deutlich. Die ersten einwandfreien Proben erhielt ich schon nach 130 Dressuren. Wie in den Herterschen Versuchen wurde nun durch Abbau der rechten Hälfte das W langsam dem L angenähert (Abb. 9, I, II, III, IV). Hierbei zeigt es sich, daß wohl in der Hauptsache das W als positives Signal erkannt wurde, wie aus einem Vergleich der Proben von III und IV hervorgeht. Bei III wurden beide Signale noch einwandfrei differenziert, bei IV dagegen nicht mehr. Bei beiden Proben

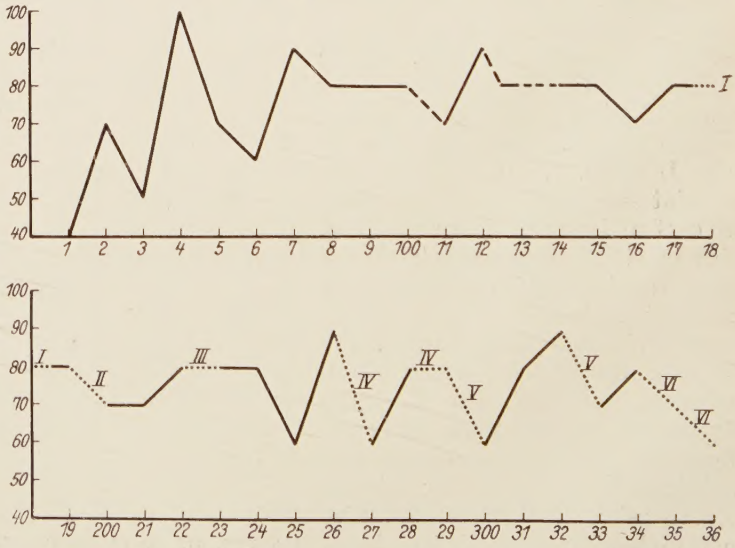

Abb. 10. Lernkurve zu Abb. 9

war das negative Signal durch die Schrägstellung des unteren Querbalkens um 45° gleich verändert. Hätte der Fisch es als solches erkannt und vermieden, wie das im Versuch III möglich erschien, so hätte er auch die Probe IV bestehen müssen. Es ist dadurch also bewiesen, daß bei III nur das positive Signal als solches erkannt wurde.

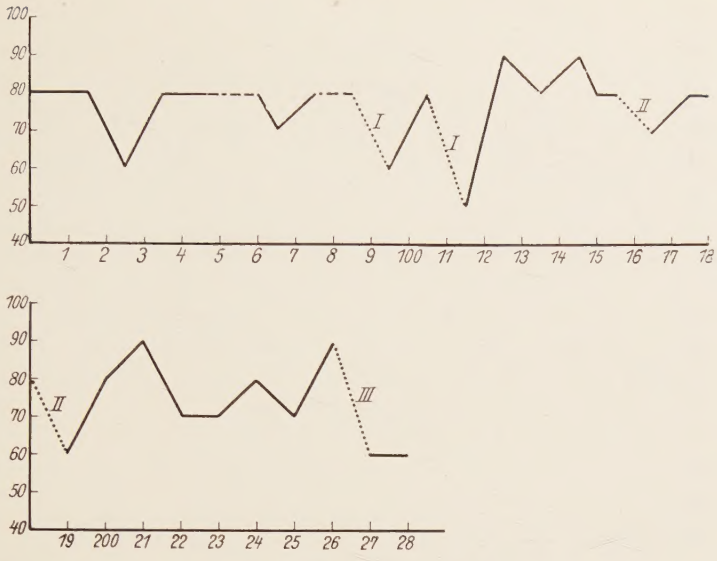

Abb. 12. Lernkurve zu Abb. 11

Bei der Probe V wurden M und U gezeigt. Beide Buchstaben haben in ihrer Struktur Ähnlichkeit mit den Dressursignalen W und L, nämlich M durch die Schräglage der beiden inneren Balken und U durch seine senkrechten Seitenlinien und unten durch seine horizontale Querverbindung. Das M wurde mit 70 % bevorzugt.

Die letzte Probe (VI) mit M und E hatte dasselbe Ergebnis. Der innere schräge Balken des M scheint also mit dem entsprechenden Strukturteil des W gleichgesetzt zu werden. Bemerkenswerterweise hatte der Versuch VI das entgegengesetzte Ergebnis wie seinerzeit beim Mauswiesel. Während die Elritze schneller lernte, unterschied in diesem Falle das Mauswiesel besser.

Anschließend sei die Dressur eines neuen Tieres auf W und M besprochen, d. h. auf zwei in ihrer Struktur sehr ähnliche Signale (Abb. 11). Trotzdem wurde die Unterscheidung außerordentlich schnell gelernt (Abb. 12). Offenbar richtet sich das Tier danach, ob der innere Winkel, den beide Signale gemeinsam haben, oben oder unten im Buchstaben liegt. Verkürzt man nämlich die beiden äußeren Schenkel derart, daß die Innenbalken in gleicher Höhe liegen, so werden sie nicht mehr unterschieden (Abb. 11 u. 12, I).

In der nächsten Probe war beide Male der rechte schräge Innenbalken weggelassen (Abb. 11, II). Die Unterscheidung war, wie Abb. 12, II lehrt, sehr schwer oder überhaupt nicht möglich.

Als letzte Probe (Abb. 11, III) bot ich die inneren Schrägbalken allein unter Weglassen der äußeren Seitenschenkel. Auch diese so veränderten Signale wurden nicht mehr unterschieden.

Diese drei vorgenommenen Proben legen den Schluß nahe, daß die Buchstaben unserer Signale nur als geschlossene Ganze erkannt bzw. unterschieden werden können; nicht einzelne Teile, sondern die Gesamtstruktur als solche scheint für die Unterscheidung maßgebend zu sein.

Die bisher verwandten Buchstaben bestanden aus geraden, winklig aufeinandertreffenden Balken. Um nun die Verhältnisse auch bei abgerundeten Formen zu untersuchen, wurde eine Elritze auf R gegen B dressiert (Abb. 13). Trotz der großen Ähnlichkeit der beiden Signale lernte sie überraschend

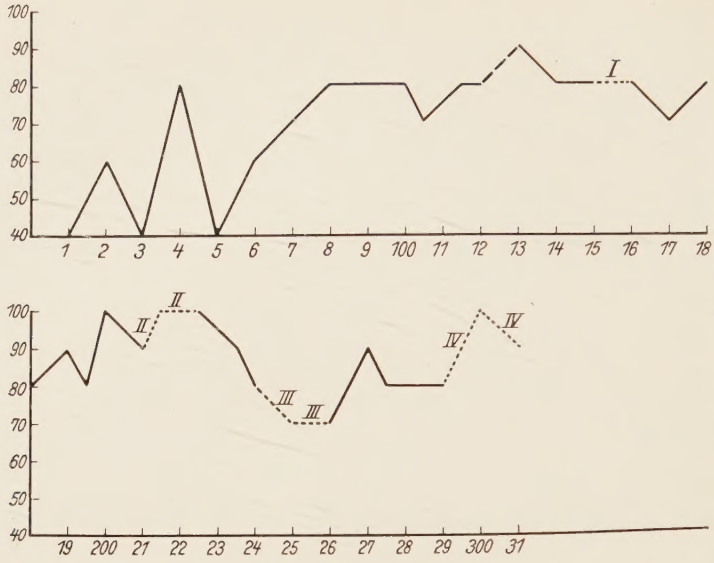

Abb. 14. Lernkurve zu Abb. 13

schnell (Abb. 14). Nach 80 Dressuren blieb die Leistung im großen und ganzen konstant auf 80% R-Wahlen. In Probe I fehlte dem negativen B die untere Hälfte des senkrechten Balkens (Abb. 13, I). Sie glückte einwandfrei. Vor P und B (II) war das Ergebnis mit 90 und 100% besonders gut (Abb. 14, II), ja bemerkenswerterweise besser als das der vorhergegangenen Dressuren und Proben mit dem ursprünglichen Dressurzeichen. Das mag daran liegen, daß durch den Wegfall des schrägen Abstrichs im R beide Signale sich besser unterscheiden als zuvor. Wie wichtig andererseits jede Einzelheit sein kann, zeigt Probe III, bei der in beiden Zeichen die untere Hälfte des senkrechten Balkens fehlt. Die Elritze wählte recht unsicher; ihr Verhalten war sehr „unschlüssig", wie die 70-prozentige Wahl der Kurve zeigt. Während also der senkrechte Balken wichtig ist, scheinen die runden Teile beim Unterscheiden weniger mitzusprechen. Denn als in Probe IV im B die obere Rundung und im R der untere Schrägstrich wegfielen, so daß also aus dem R ein P und aus dem B ein b wurde, wählte die Elritze 100prozentig richtig Leider konnte durch das Beobachten der individuellen Leistung nicht festgestellt werden, welches der beiden Signale als positiv oder negativ erkannt wird.

Zusammenfassend kann man aus diesen Versuchen folgendes schließen: Die Unterscheidung richtet sich vielleicht nach der horizontal oder vertikal gerichteten Tendenz des Signals.

Bei stärker differenzierten Signalen beruht die Unterscheidung oft auf dem Vorhandensein kleiner, aber für die Form des Signals typischer Strukturteile.

Bei Signalen, die eine starke Ähnlichkeit aufweisen, ist die Gesamtstruktur als Ganzheit für die Unterscheidung maßgebend.

Durch Weglassen kleiner Strukturteile kann das Typische eines Signals besonders betont und für die Unterscheidung besonders ausschlaggebend werden.

		15	17	19
Dressur	+	UW	WL	LW
	−	EL	LW	WL
I		UL	W	L
		EW	L	W

Abb. 15, 17, 19. Zwei-Buchstaben-Signale

b) Strukturänderung zusammengesetzter Signale durch Austausch oder Fortlassen einzelner in sich geschlossener Strukturteile

In einer weiteren Versuchsreihe bestanden beide Signale aus je zwei Buchstaben.

In der Ausgangsdressur auf UW gegen EL (Abb. 15 oben) herrschen im positiven Signal die senkrechten Balken, im negativen die waagerechten vor. Die Elritze lernte recht langsam, erst nach 200 Versuchen konnte die erste erfolgreiche Probe stattfinden (Abb. 16). Bei den folgenden Versuchen war jeweils der zweite Buchstabe jedes Signalpaares ausgetauscht, so daß also jetzt UL und EW geboten wurden. Das Gesamtergebnis schwankte, obwohl einige Einzelbeobachtungen zeigen, daß UL zeitweise bevorzugt wurde. Manchmal sah es so aus, als ob das E als negatives Signal besonders einprägsam gewesen und deswegen vermieden worden wäre.

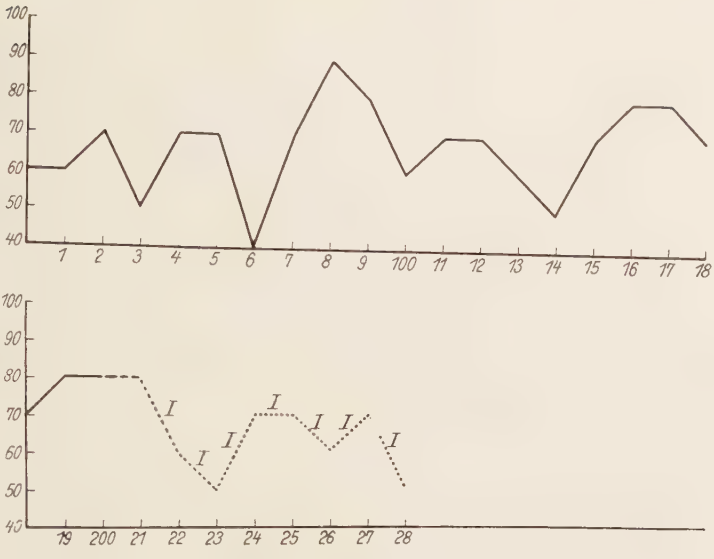

Abb. 16. Lernkurve zu Abb. 15

Eine weitere Dressur auf WL gegen LW (Abb. 17), also beide Male die gleichen Buchstaben in umgekehrter Reihenfolge, gelang (Abb. 18), wenn auch langsam, jedoch vollständig (100 % richtiger Wahlen in der 20. Zehnergruppe). Bei den folgenden Proben mit W und L zeigt es sich besonders deutlich, daß die Elritze jedes Buchstabenpaar als geschlossenes Ganzes betrachtet und nicht etwa jeden einzelnen Buchstaben. Sie „liest“ nicht von rechts oder von links, sondern für ihre Differenzierung ist auch die vertikale Betrachtung maßgebend. Sie setzt nicht wie der lesende Mensch die „Worte“ aus einzelnen Buchstaben zusammen. Wie die Kurve (Abb. 18, I) lehrt, zog das Tier das W dem L vor, wahrscheinlich nicht etwa deshalb, weil die Elritze bei dieser Probewahl von der Dressur beeinflußt worden wäre; viel-

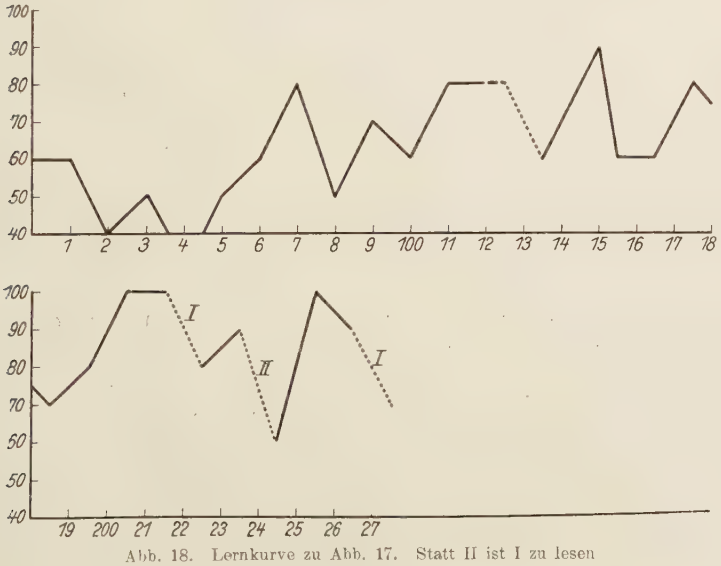

Abb. 18. Lernkurve zu Abb. 17. Statt II ist I zu lesen

mehr dürfte sie hier rein spontan das stärker gegliederte Signal bevorzugt haben (vgl oben S. 221).

Eine weitere Dressurreihe benutzte dieselben Buchstabenpaare in umgekehrter Reihenfolge, d. h. es war diesmal LW positiv und WL negativ (Abb. 19). Die Lernkurve dieser Dressur (Abb. 20) steigt steiler an die Dressur geht schneller. Es scheint so, als ob der Fisch bei einer Dressur das Vermeiden des negativen Signals schneller erlernt als das Aufsuchen des positiven Zeichens. Daß ein Tier sich nur auf eines von zwei Signalen entgegengesetzter Bedeutung dressieren läßt, also das negative Signal vermeidet, ohne aber das positive zu bevorzugen, erfuhren auch Herter (1933) bei seinen Farbdressuren an Igeln und Hager (1938) bei der Fischdressur auf strukturgleiche, zahlenmäßig verschiedene optische Signale. Die Dressur kann dann noch schneller vor sich gehen, wenn das negative Signal besonders auffällig gestaltet ist, vor allen Dingen, wenn es stärker gegliedert erscheint als das positive Zeichen. Hier könnte z. B. die Öffnung des L, die im negativen Signal nach außen, im positiven nach innen weist, das Negative stärker gegliedert, das Positive mehr blockförmig erscheinen lassen.

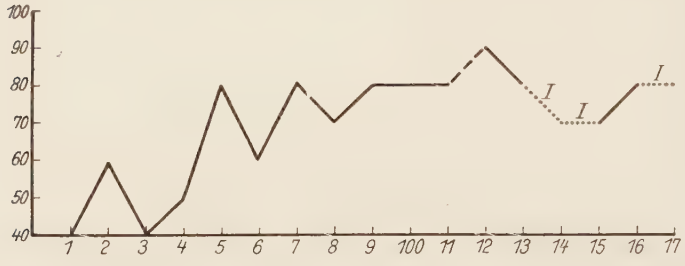

Abb. 20. Lernkurve zu Abb. 19

Das L würde also hier im Zusammenhang mit dem W den Ausschlag für die ausgeprägtere Gliederung des negativen Signals geben, allerdings, wie es scheint, nur in diesem Zusammenhang. Macht man nämlich die Probe mit L und W jedes als einzelnes Signal, so bevorzugt die Elritze stärker das W, da dieses allein stärker gegliedert erscheint als das L. Man kann also daraufhin wieder sagen, daß die Elritze nicht von rechts oder von links „liest", sondern bei der Dressur die beiden Buchstaben jedes Signals jeweils als geschlossenes Ganzes betrachtet.

c) Auflösende und zusätzliche Strukturänderungen zusammengesetzter Signale

In der folgenden Dressurreihe werden die Buchstabenreihen beider Signale immer länger, und zwar sind es dieselben wie die von Herter (1939) an einem Mauswiesel verwendeten.

Ein methodischer Gegensatz dieser Versuchsreihe gegenüber der vorhergehenden besteht darin, daß dort zwischen den Proben mit abgeänderten Zeichen die Ausgangsdressur weiterging, während hier nach jeder Probe auf deren Signalpaar weiter dressiert wurde.

Die Elritze wurde zuerst auf W gegen L dressiert (Abb. 21). Die erste Probe mit WU und LE ergab 70% für WU, ein etwas unsicheres Ergebnis (Abb. 22). Vielleicht kann man folgende Erklärung dafür geben: In der Dressur ist das W als positives Signal das stärker gegliederte. Bei der Probe mit WU und LE wirkt aber das LE durch die nach außen gekehrte offene Seite des E stärker gegliedert und wird deswegen von der Elritze wahrscheinlich stärker bevorzugt, als man es nach der vorausgegangenen Dressur annehmen müßte. Nach dieser Probe wurde die Elritze auf WU und LE so lange dressiert, bis sie sie einwandfrei unterschied. Dann folgte die Probe

mit WUR und LEE. Das negative Signal hatte sich im Prinzip wenig verändert. Die horizontale Tendenz der Struktur war nur stärker betont worden. Dagegen hatte sich die blockartige Geschlossenheit des positiven Signals durch das Hinzufügen des R stärker aufgelockert. Diese stärkere Betonung des negativen Signals scheint ihren Einfluß auf das sehr günstige Ergebnis der Probe (80%) gehabt zu haben. Obwohl die Signale an sich verwickelter geworden sind, ist dadurch anscheinend das Typische in diesem Falle wohl bei dem negativen Signal stärker betont worden. Es handelt sich dabei wohl um dieselbe Erscheinung, die schon bei den Proben nach der Dressur auf R und B (Abb. 13) erörtert wurde. Die folgende Probe mit WURM und LEER hatte ebenfalls das sehr günstige Ergebnis von 80%. Hier war die blockartige Geschlossenheit des positiven Signals durch das M am Schluß wieder hergestellt worden. Um zu untersuchen, wie weit die Innenglieder der Signale mitbeachtet wurden, folgte eine Probe mit WRUM und LREE. Scheinbar hat diese Umstellung keinen sehr starken Einfluß auf die Unterscheidungsfähigkeit der Elritze. Denn obwohl nur 60% der Wahlen richtig waren, so fielen doch einige w. s. g.-Leistungen (s. Methodik) auf. Ein weiterer Versuch mit RMWU und ERLE zeigt aber, daß eine stärkere Umgruppierung der Buchstaben die Unterscheidung unmöglich macht (Abb. 22, V). Es folgen nun Versuche mit einzelnen Buchstaben der beiden Wörter. Die Elritze zog das U dem E deutlich vor, vermutlich, weil sie das E als negativ vermied (Abb. 22, VI). Ein weiterer Versuch mit U und R (VII) ergab eine scheinbare Bevorzugung des U. Wahrscheinlich zeigt U eine gewisse Ähnlichkeit mit W und wurde deswegen gewählt. Unwahrscheinlich ist, daß R und U auf Grund der vorausgegangenen Dressuren aus dem Rahmen von WURM und LEER heraus erkannt worden sind. Es kann auch sein, daß U und R mit WURM und LEER in ihrer Gesamtheit als geschlossene Figuren verglichen wurden.

Dressur	+ / −	21	23
	+	W	WURM
	−	L	LEER
I		WU	WUR
		LE	LEE
II		WUR	WU
		LEE	LE
III		WURM	W
		LEER	L
IV		WRUM	UR
		LREE	EE
V		RMWU	WM
		ERLE	LR
VI		U	MR
		E	RE
VII		U	RM
		R	ER
VIII			RM
			R
IX			R
			ER
X			W
			U

Abb. 21, 23. Auf- und Abbau vierbuchstabiger Signale

Eine weitere Dressur begann ich umgekehrt mit den vollen Wörtern WURM und LEER und baute sie schrittweise bis zu einzelnen Buchstaben ab

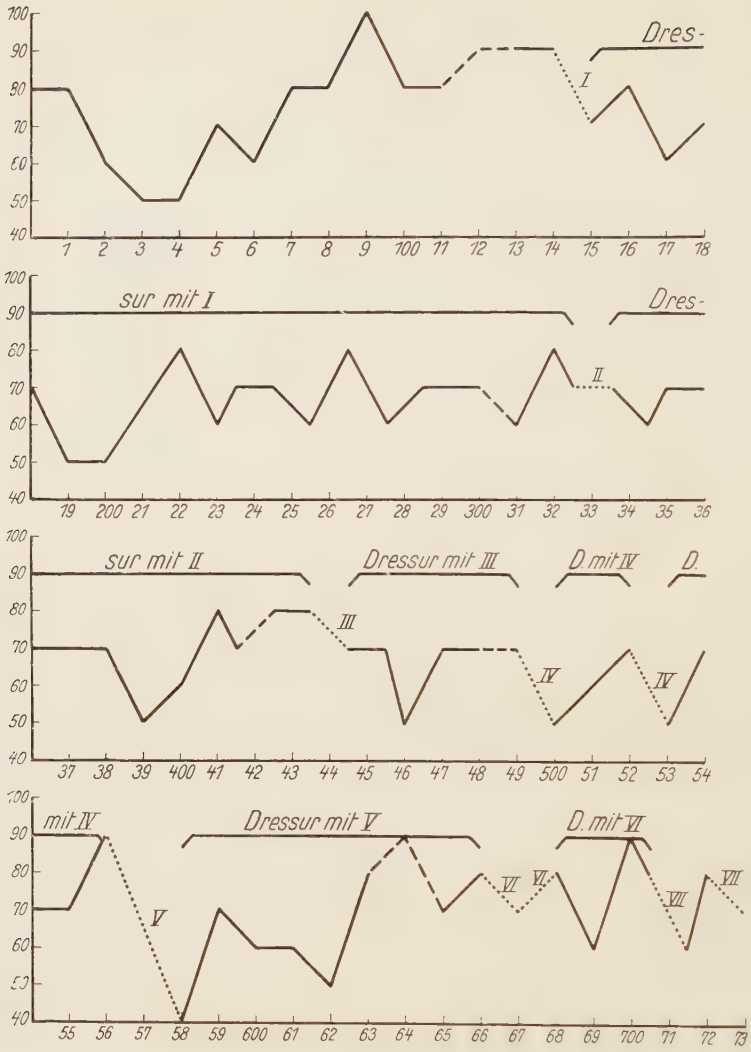

Abb. 22. Lernkurve zu Abb. 21

(Abb. 23). Abermals schloß ich an jede Probe eine weitere Dressur auf die Zeichen der letzten Probe an. Die Kurve 24 zeigt, wie zu erwarten, eine sehr lange Lerndauer. Der Anfang weist sehr große Unregelmäßigkeiten im Lernfortschritt auf. Es besteht die Möglichkeit, daß das negative Signal, in diesem Falle also LEER, der Elritze stärker gegliedert erscheint als das positive, das in seinem Aufbau geschlossener und blockartiger wirkt. Wie die Spontanwahlversuche, die vorher beschrieben worden sind, zeigen, bevorzugt die Elritze spontan das stärker gegliederte von zwei Signalen. Ist das dressurpositive Signal stärker gegliedert, so fördert die Spontanneigung den Lernvorgang; im umgekehrten Falle müßte das stärker gegliederte negative Signal den Lernvorgang hemmen. So könnte man in diesem Fall den sehr unregelmäßigen Verlauf der Lernkurve 24 erklären. Diese rein theoretische Erwägung müßte aber erst durch eine größere Anzahl von Versuchen eine Bestätigung erfahren.

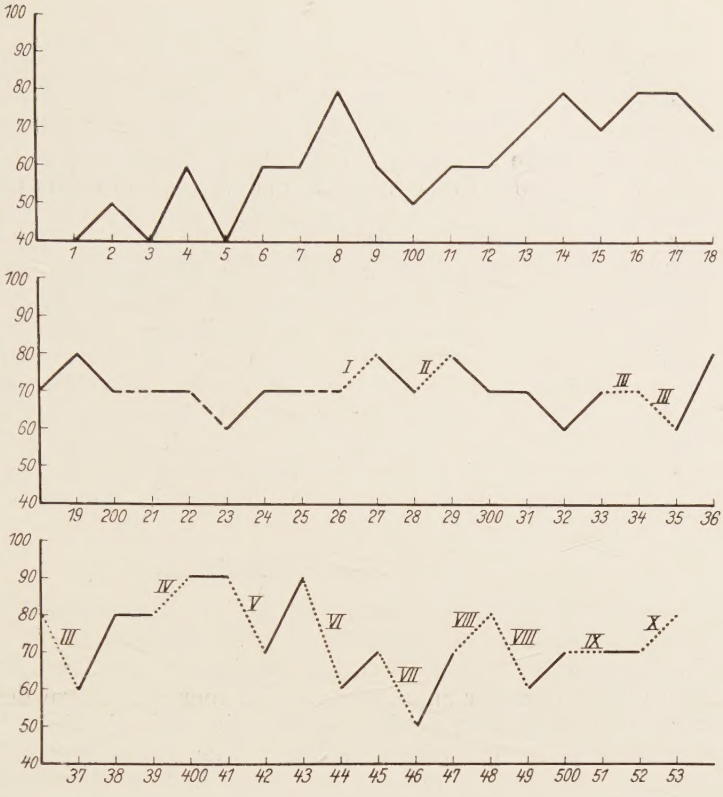

Abb. 24. Lernkurve zu Abb. 23

Nach 260 Versuchen konnte die Dressur als beendet angesehen werden. Der Wegfall des M und des R in der ersten Probe dürfte das negative Signal durch die endständigen drei auswärts offenen Querbalken des E sehr stark gegliedert haben, während das positive Signal durch das R die blockartige Geschlossenheit etwas verlor. Das positive Signal hatte nun dieselbe rechtsseitige Begrenzung wie bei der vorangegangenen Dressur das negative. Trotzdem unterschied die Elritze beide Signale einwandfrei (90 % richtige Wahlen). Eine weitere Verkürzung von der rechten Seite her ändert das negative Signal im Prinzip nicht, während das positive Signal seine blockartige Gestalt wieder gewann. So herrschen im positiven Signal die senkrechten, im negativen die waagerechten Balken vor. Die Unterscheidung war gut (80 %), in der nächsten Probe, die allein die Anfangsbuchstaben bot, sehr unsicher (70 % und 60 % ohne w. g.- oder gar w. s. g.-Lösungen). Als weiterhin allein die Mittelbuchstaben stehen blieben (UR gegen EE), unterschied die Elritze sie ausgezeichnet (90 %)! Die nächste Probe mit WM und LR, also den jeweils äußeren Strukturteilen der Dressursignale, hatte dagegen ein ziemlich unsicheres Ergebnis, obwohl beide Signale das Typische der ursprünglichen Dressurzeichen aufweisen. Es scheint also auch hier wieder, daß der Fisch nicht etwa wie der Mensch von rechts oder von links „liest“, sondern daß für ihn die oberen und unteren Begrenzungen eine genau so wichtige Rolle spielen wie die seitlichen. Die einzelnen Strukturteile der Signale sind also in dem Maße wirksam, als sie Ähnlichkeit mit dem primären Dressurzeichen besitzen.

Das scheint auch durch die Probe mit MR und RE bestätigt zu werden. Hier versagte der Fisch. Beide Signale haben hier in ihrem Gesamtaufbau eine größere Dichte. Die größere Gelöstheit, die das negative Signal bei der Dressur dem positiven gegenüber zeigte, fällt hier weg. Sieht die Elritze nur die jeweils rechte Hälfte jedes Dressurzeichens vor sich, also RM und ER, so versagt sie vollkommen (50 % = Zufallswert der Wahl zwischen zwei Möglichkeiten). Das ist um so verwunderlicher, als gerade

hier die Struktur des negativen Signals am wenigsten geändert erscheint. Es kann sein, daß für dessen Differenzierung die Kombination LE besonders wichtig ist. Um zu untersuchen, wieweit die einzelnen Buchstaben im Rahmen der Gesamtstruktur eine Rolle spielen, wurde eine Probe mit RM und R vorgenommen. Das einigermaßen positive Ergebnis (80 und 60%) ist wohl durch die starke Betonung der vertikalen Begrenzung von RM bedingt. Umgekehrt ergab die Probe mit ER und R eine Bevorzugung des R. Leider konnte ich nicht mehr feststellen, ob das ER-Signal mehr abstieß oder das R mehr anlockte. Bei der letzten Probe mit W und U, die beide nur im positiven Signal vorkamen, wurde überraschenderweise das W mit 80% stark bevorzugt. Es scheint, daß diese Wahl vielleicht nicht so sehr von der Dressur abhängig war, sondern daß die Elritze einfach spontan das stärker gegliederte Signal wählte. Ob die Dressur bei dieser Wahl noch eine Rolle spielte oder ob nur spontan gewählt wurde, läßt sich natürlich nicht feststellen. Diese Erwägung kann überhaupt bei den eben beschriebenen Versuchen eine wichtige Rolle spielen. Wieweit das der Fall ist und wieweit die Spontanwahl bei Proben mit veränderten Signalen als Fehlerquelle eingeschaltet werden muß, müßte noch untersucht werden.

Zusammenfassung

Elritzen (*Phoxinus laevis*) lernten in Dressurversuchen einzelne Buchstaben voneinander zu unterscheiden, so U gegen E, W gegen L, W gegen M, R gegen B. Durch Weglassen bestimmter Strukturteile ließen sich diese Buchstaben einander angleichen, so daß hier die Grenze des Unterscheidungsvermögens festgestellt werden konnte, wie auch die Bedeutung der einzelnen Strukturteile für die Differenzierung. Die Elritze konnte weiter Signale zu unterscheiden lernen, die sich aus zwei, drei, ja vier Buchstaben zusammensetzten. Hierbei richtet sie sich nicht nach einzelnen Buchstaben, sondern nimmt die ganze Reihe als geschlossene Gesamtform wahr. Wichtig ist für ihre Entscheidungen auch, ob in den Zeichen die senkrechten oder waagerechten Glieder vorherrschen, ebenso, ob sie Öffnungen aufweisen, und ob diese mehr nach außen oder nach innen weisen. Auflösende oder zusätzliche Strukturänderungen zusammengesetzter Buchstabensignale können wahrgenommen werden. Der Grad der Wahrnehmung hängt davon ab, wie weit die Richtungstendenz unverändert bleibt.

In Spontanwahlversuchen werden gegliederte Buchstaben weniger gegliederten Buchstaben vorgezogen. Bei gleichstark gegliederten Formen ist diejenige überlegen, deren stärkste Gliederung im oberen Teil der Form liegt. Werden einem Fisch zwei Formen dargeboten, von denen eine spontan bevorzugt wird, während die andere in der Form einer Figur einer vorangegangenen Dressur ähnelt, so wählt die Elritze im Sinne der Dressur.

Schrifttum

Buddenbrock, W. v., Eine neue Methode zur Erforschung des Formensehens der Insekten. Naturwiss. **23**, 1935, 98—100. — Ehrenhardt, H., Formensehen und Sehschärfebestimmungen bei Eidechsen. Z. vergl. Physiol. **24**, 1937, 248—304. — Frisch, K. v., Sind die Fische farbenblind? Zool. Jahrb. (Allg. Zool.) **33**, 1912, 107—126. — Frisch, K. v., Weitere Untersuchungen über den Farbensinn der Fische. Zool. Jahrb. (Allg. Zool.) **34**, 1913. — Frisch, K. v., u. C. Stetter, Untersuchungen über den Sitz des Gehörsinnes bei der Elritze. Z. vergl. Physiol. **17**, 1932, 686—801. — Hager, H. J., Untersuchungen über das optische Differenzierungsvermögen der Fische. Z. vergl. Physiol. **26**, 1938, 282—302. — Herter, K., Dressurversuche an Fischen. Z. vergl. Physiol. **10**, 1929, 688—711. — Herter, K., Weitere Dressurversuche an Fischen. Z. vergl. Physiol. **11**, 1930, 730—748. — Herter, K., Dressurversuche

mit Igeln. I. Z. vergl. Physiol. **18**, 1933, 481—515. — Herter, K., Dressurversuche mit Igeln. II. Z. vergl. Physiol. **21**, 1934, 450—462. — Herter, K., Psychologische Untersuchungen an einem Mauswiesel (*Mustela nivalis* L.). Z. Tierpsychol. **3**, 1940, 249—263. — Hertz, M., Zur Physiologie des Formen- und Bewegungssehens. Z. vergl. Physiol. **21**, 1934, 604—615. — Hertz, M., Die Untersuchung über den Formensinn der Honigbiene. Naturwissen. **23**, 1935, 618—624. — Horio, G., Die Farb- und Formdressur an Karpfen. Jap. J. med. Sci., Trans. III Biophysics **4**, 1938, 395–402. — Meesters, A., Über die Organisation des Gesichtsfeldes der Fische. Z. Tierpsychol. **4**, 1940, 84—149. — Schaller, A., Sinnesphysiologische und psychologische Untersuchungen an Wasserkäfern und Fischen. Z. vergl. Physiol. **4**, 1926, 370—464. — Sgonina, K., Das Helligkeitsunterscheidungsvermögen der Elritze. Z. vergl. Physiol. **18**, 1933, 516—523. — Wojtusiak, R. J., Über den Formsinn der Schildkröten. Bull. de l'Acad. Pol. des sciences et des Lettres. Cl. Sc. Math. Nat. Ser. B. Sc. nat. II., 1934, 349—373. — Zunini, G., Contributo allo studio dell'appendimento nei pesci. I osservazioni sul salto delle sanguinerole (*Phoxinus laevis Agas*). Arch. ital. Psicol. **15**, 1937.

Lebenslauf

Am 13. Mai 1908 wurde ich, Paul Fisher, als Sohn des Direktors Emil Fisher und seiner Ehefrau Dorothea, geborene Schware, in Allentown, Pa., USA., geboren. Nach dem Besuch der Volksschule von 1914—1922 lag ich meinen Gymnasialstudien ob am St. Joseph College in New York, wo ich auch meine Abschlußprüfung bestand. Dann studierte ich von 1928—1931 Philosophie an den Philosophical Scholasticates zu Croghan, N. Y. und Butler, N. J. 1935 kam ich nach Deutschland und betrieb an den Universitäten zu München und Berlin philologische Studien, wandte mich aber seit 1936 ausschließlich dem biologischen Studium zu und hörte zu diesem Zwecke über 8 Semester Zoologie im Zoologischen Institut der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin.